

УДК 597.58

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ И ЭФФЕКТИВНОСТЬ ЕСТЕСТВЕННОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА СУДАКА *Sander lucioperca* В СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА НА ПРИМЕРЕ КАМСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2025 г. С. Н. Казаринов^{а, *}, И. Н. Мерзляков^а, Л. В. Мерзлякова^{а, б},
С. В. Поносов^а, А. А. Каралаш^а, П. Б. Михеев^{б, с}

^аПермский филиал Всероссийского института рыбного хозяйства и океанографии, Пермь, Россия

^бПермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

^сХабаровский филиал Всероссийского института рыбного хозяйства и океанографии, Хабаровск, Россия

*e-mail: kazarinov@perm.vniro.ru

Поступила в редакцию 07.02.2024 г.

После доработки 12.04.2024 г.

Принята к публикации 16.04.2024 г.

Судак *Sander lucioperca* (L., 1758) относится к ценным объектам рыболовства, однако его репродуктивная биология и эффективность естественного воспроизводства, как и факторы их определяющие, изучены слабо. На основе материалов, собранных в 2018–2023 гг., представлены результаты исследования полового созревания, гонадосоматического индекса, абсолютной и относительной плодовитости судака из пяти районов Камского водохранилища, расположенного на северо-восточной границе естественного ареала вида. Рассчитана популяционная плодовитость судака и эффективность его естественного воспроизводства с использованием коэффициентов промыслового возврата. Выявлена широтная изменчивость темпов достижения половозрелости судака в пределах водохранилища. Установлено снижение генеративного обмена веществ относительно соматического с возрастом рыб после достижения ими длины 55–60 см и возраста 11 лет. Это проявляется в прекращении увеличения значений относительной плодовитости и гонадосоматического индекса у более крупных и старших рыб. Максимальные показатели гонадосоматического индекса, абсолютной и относительной плодовитости характерны для судака из нижней части Камского водохранилища, что может быть связано с более благоприятными условиями нагула вида в приплотинной части водоема. Наименьшие показатели абсолютной и относительной плодовитости зарегистрированы в зонах выклинивания подпора Камского водохранилища. При этом выживаемость от икры до особей промыслового размера была наибольшей у судака верхнего района водохранилища. Наименьшая эффективность естественного воспроизводства выявлена для центральной части водохранилища, характеризующейся максимальной шириной, наличием крупных заливов и преобладанием мелководных биотопов.

Ключевые слова: судак, *Sander lucioperca*, половое созревание, соотношение полов, плодовитость, гонадосоматический индекс, естественное воспроизводство, коэффициент промыслового возврата

DOI: 10.31857/S0320965225010175, **EDN:** CDRPJB

ВВЕДЕНИЕ

Исторический ареал распространения судака *Sander lucioperca* (L., 1758) относится к бассейнам Аральского, Черного и Каспийского морей, а также бассейну Балтийского моря, куда он заселился в послеледниковый период (Берг, 1949; Никольский, 1971; Svårdson, Molin, 1973). Судак является ценным объектом промышленного и любительского рыболовства. Это обусловило

направленное вселение вида в водоемы, за границами его исторического ареала с целью увеличения продукции водоемов и уменьшения количества малоценных и сорных видов рыб, создающих конкуренцию ценным промысловым видам (Lappalainen et al., 2003; M'Hetli et al., 2011; Семенченко, Подорожник, 2014; Шаповалов, 2018). Направленная интродукция вида и последующее естественное расселение судака в новых водных экосистемах значительно расширило ареал вида, который в настоящее время простирается от Западного Китая до Западной Европы и Азорских островов. Южная граница расселения

Сокращения: АП – абсолютная плодовитость, ГСИ – гонадосоматический индекс, Кпв – коэффициент промыслового возврата, ОП – относительная плодовитость.

охватывает Северную Африку, помимо этого судак был вселен в ряд озер Северной Америки (Lappalainen et al., 2003; M'Hetli et al., 2011; Vouatra et al., 2017). Разнообразие условий существования судака обуславливает различия в особенностях роста и скорости полового созревания, что оказывает непосредственное влияние на репродуктивные характеристики вида, изучение которых в пределах одного водоема важно для понимания биологических закономерностей изменчивости вида в целом по ареалу.

В условиях Камского водохранилища исследования биологии судака представляют интерес из-за географических особенностей водоема и низкой изученности репродуктивных характеристик вида в северо-восточной части его естественного ареала. Камский плес водохранилища представляет собой протяженный и вытянутый с севера на юг водоем. Его пространственная ориентация и сложная морфометрия обуславливают различные условия нагула рыб, что может отражаться на их биологических показателях. Исследования, проведенные сотрудниками Пермского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии в 2015–2021 гг. на Камском плесе, показали, что судак в разных частях водоема различается характером линейного роста. Закономерности изменения линейных размеров выражены в ускорении роста рыб от верхнего района Камского плеса к нижнему (Казаринов и др., 2023). Различия в скорости роста рыб могут оказывать влияние на плодовитость рыб в пределах одного водоема (Никольский, 1974), однако репродуктивная биология судака Камского водохранилища слабо изучена. Отдельные сведения по плодовитости вида представлены в работах (Зиновьев, Соловьева, 1975; Пушкин, 1988; Мельникова и др., 2007). Данные по географической изменчивости биологических признаков судака в пределах водоема отсутствуют.

Таким образом, исследования репродуктивных характеристик судака актуальны не только для восполнения имеющихся пробелов по биологии вида в Камском водохранилище, но и в связи с географическими особенностями водоема, которые могут влиять как на изменчивость показателей плодовитости, так и на скорость полового созревания рыб в пределах одного водного объекта. Исследования репродуктивной биологии судака представляют интерес для анализа факторов, определяющих естественное воспроизводство вида, и планирования мероприятий по его искусственному воспроизводству. Кроме того, с учетом растущего антропогенного пресса на запасы такого коммерчески ценного вида как судак, актуальность исследований определяется их применением для оценки популяционной плодовитости, анализа формирования пополнения промысловой части популяции, что является одним из ключевых условий разработки стратегии рациональной эксплуатации вида.

Цель работы – исследовать репродуктивную биологию судака Камского водохранилища путем изучения особенностей полового созревания, гонадосоматического индекса, абсолютной и относительной плодовитости вида, а также эффективности его естественного воспроизводства в пяти районах водохранилища с использованием материалов, собранных в 2018–2023 гг.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе использован материал, собранный на пяти удаленных друг от друга участках Камского водохранилища в 2018–2023 гг. (рис. 1). Основной объем данных получен из локаций 1, 2, 4 и 5.

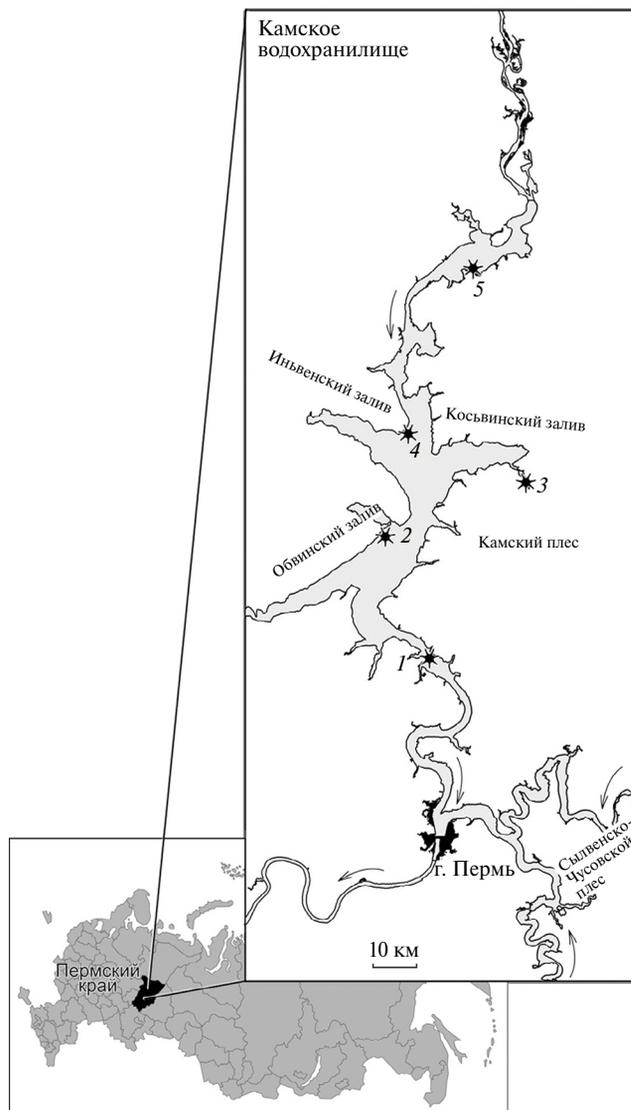


Рис. 1. Места сбора материала в Камском водохранилище в 2018–2023 гг. 1 – локация 1 (Добрянка) 58°27'35.8194" с. ш., 56°20'8.988" в. д., 2 – локация 2 (Чермоз) 58°45'36.036" с. ш., 56°8'36.8514" в. д., 3 – локация 3 (Косьва) 58°54'16.7394" с. ш., 56°37'59.34" в. д., 4 – локация 4 (Бор) 58°57'20.4114" с. ш., 56°12'2.016" в. д., 5 – локация 5 (Орел) 59°18'36.252" с. ш., 56°29'30.12" в. д..

Сборы рыб из локаций 3 были немногочисленны, и полученные данные использовали только при исследовании плодовитости. Общее число рыб, отобранных для исследования плодовитости, составило 156 экз., общее количество рыб с определенным полом – 673 экз.

Для исследования половой структуры, темпов полового созревания и плодовитости судака материал собирали в преднерестовый период в мае 2018–2019 гг. и 2021–2023 гг. Рыб отлавливали ставными сетями с размером ячеи 30, 35, 40, 45, 50, 55, 60, 65, 70 мм на мелководных (глубины ≤ 3 м) участках водоема. Для оценки половой и возрастной структур локальных стад судака дополнительно использовали данные осенних и зимних съемок из уловов ставных сетей с размером ячеи 45, 50, 55, 60, 65, 70 мм на русловых (глубоководных) участках с глубинами ≤ 10 м.

Сбор и обработку биологического материала проводили согласно общепринятым ихтиологическим методикам (Чугунова, 1959; Правдин, 1966). Размер и массу измеряли на свежесобранном материале. Длину рыб измеряли до конца чешуйного покрова (SL) с точностью до 0.1 см, массу рыб – с точностью до 1 г. Возраст рыб определяли по чешуе с использованием стереоскопического микроскопа МБС-10.

Пробы на плодовитость отбирали в полевых условиях. Гонады рыб в момент взятия навески находились на IV стадии зрелости по шестиступенчатой шкале зрелости гонад. Массу гонад взвешивали с точностью до 0.1 г. Навеску икры отбирали из передней, средней и задней частей обеих гонад и взвешивали с точностью до 0.01 г с последующей фиксацией в 4%-ном растворе формалина. Обработку проб проводили в лабораторных условиях.

Индивидуальную абсолютную плодовитость ($ИАП$) определяли по формуле:

$$ИАП = \frac{q_{гон} \times n}{q_{нав}}, \quad (1)$$

где $q_{гон}$ – масса гонад, $q_{нав}$ – масса навески, n – число икринок в навеске.

Индивидуальную относительную плодовитость ($ИОП$) определяли как число икринок на 1 г массы тела рыбы без внутренностей, плавательный пузырь и почки также удалялись (Правдин, 1966), по формуле:

$$ИОП = \frac{ИАП}{q}, \quad (2)$$

где q – масса рыбы без внутренностей.

Гонадосоматический индекс ($ГСИ$) определяли только для самок по формуле:

$$ГСИ = \frac{q_{гон} \times 100}{q}, \quad (3)$$

где $q_{гон}$ – масса гонад, q – масса рыбы без внутренностей.

Для анализа межгодовой, пространственной и онтогенетической изменчивости $АП$, $ОП$ и $ГСИ$ выборки судака разделяли на возрастные классы и размерные группы с шагом 50 мм.

Для оценки различий районов Камского водохранилища по выживаемости судака от стадии оплодотворенной икринки до взрослой особи рассчитывали коэффициенты промыслового возврата ($K_{пр}$). При расчете $K_{пр}$ принимали, что возраст пополнения при вступлении рыб в промысловый возврат (Шибяев, 2018) судака Камского водохранилища соответствует возрасту 5 – 5+. В этом возрасте рыбы достигают промыслового размера (40 см).

Для расчета коэффициента выживаемости определяли нерестовый запас, а также популяционную плодовитость рыб в 2018 г. для каждого района водохранилища. Для расчета нерестового запаса использовали численность промыслового запаса рыб в 2018 г. Численность пополнения, т. е. рыб генерации 2018 г., достигших возраста 5 – 5+, рассчитывали как численность промыслового запаса судака в 2023 г. При расчете численности использовали VPA-модель (Pore, 1972; Рикер, 1979) на основе фондовых и современных данных Пермского филиала Всероссийского института рыбного хозяйства и океанографии за 1976–2023 гг.

Численность промыслового запаса судака в каждой из локаций определяли с помощью данных по размерно-возрастной структуре рыб в промысловых уловах из локаций в 2018 и 2023 гг. Для каждого района и в каждой возрастной когорте численность рыб приводили к единице рыбопромыслового усилия. За единицу усилия принимали стандартную сетепостановку – сеть длиной 75 м и высотой 1 м, стоявшую одни сутки. Полученную величину улова на усилие в каждой возрастной группе суммировали по локациям, итоговую величину принимали за 100%. После этого определяли долю относительного улова в каждом районе в каждой возрастной группе, на основе которой рассчитывали численность рыб в каждой возрастной группе и в каждой локации, используя численность виртуальной популяции судака Камского водохранилища в качестве основы. Такой подход применяли для расчета численности судака в каждой локации за 2018 и 2023 годы. Численность рыб 2023 г. рассчитывали только для особей возрастной когорты 5 – 5+.

Для определения нерестового запаса самок судака в 2018 г. в каждой локации использовали данные о доле половозрелых самок (относительно всех рыб) для каждой возрастной когорты. Численность нерестового запаса самок для каждой локации вычисляли, умножая численность

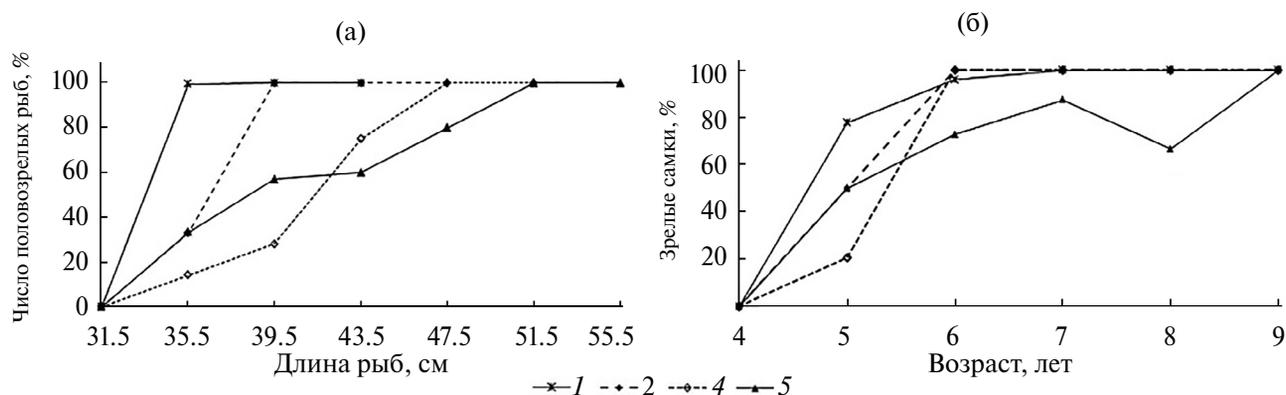


Рис. 2. Динамика полового созревания судака с увеличением длины (а) и возраста (б) на различных участках Камского водохранилища (локации даны на рис. 1).

рыб в каждой возрастной когорте на долю половозрелых самок.

Популяционную плодовитость судака для рыб в каждой локации в 2018 г. определяли как произведение нерестового запаса самок в каждой локации на средние значения индивидуальной плодовитости, также определенные для каждого возрастного класса в каждой локации. Для возрастных когорт с отсутствующими данными по плодовитости, среднюю абсолютную плодовитость вычисляли с помощью степенного уравнения зависимости $АП$ от возраста для каждой локации. Долю успешно отнерестившихся самок, как и долю успешно оплодотворенной икры, принимали за 80%.¹

Статистическую обработку данных проводили по стандартным методикам (Ивантер, Коросов, 2014). При работе с базами данных рыб и для расчета рыбопромысловых усилий использовали программное обеспечение Fish Reader и Fish Explorer.^{2,3} Сравнение выборок проводили с помощью критериев Манна–Уитни и Краскела–Уоллиса. Для множественного сравнения значений $ГСИ$ в размерных и возрастных группах судака Камского водохранилища применяли тест Данна. Математическую обработку проводили

с помощью пакетов статистического анализа R FSA⁴, psych, а также программы Past v.4.12. Использовали стандартный уровень значимости $p = 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Половое созревание и соотношение полов. Во всех обследованных локациях первые половозрелые самцы судака появляются в четырехлетнем возрасте (возраст 3+), половозрелые самки – в пятилетнем возрасте (4+). Анализ скорости полового созревания судака в исследуемых локациях выявил тенденцию неравномерного созревания рыб в водоеме. Доля половозрелых особей среди самок в размерных группах 315–555 мм и в возрастных классах 4 – 9+ лет в пределах водохранилища различалась. Среди рыб длиной 355 мм и возраста 5+ лет наибольшие значения встречаемости половозрелых самок были характерны для рыб приплотинной части водохранилища. Судак верхней части водохранилища созревает позднее и при большей длине: только среди особей возраста 9+ лет и длиной >515 мм все самки были половозрелыми (рис. 2).

Динамика соотношения полов у судака Камского водохранилища характеризуется возрастной изменчивостью (табл. 1). Во всех локациях самцы младших возрастов численно преобладают над самками. В локациях 1, 2 и 4 самки начинают преобладать над самцами с 7–8-годовалого возраста, в локации 5 преобладание самок над самцами начинается с 9-годовалого возраста.

ГСИ. Минимальный $ГСИ$ (3.3%) наблюдали у 5-годовалой самки длиной 38.6 см и массой 0.75 кг, максимальный $ГСИ$ (16.3%) – у 11-годовалой особи длиной 59.5 см и массой 3.06 кг. Значимая разница в $ГСИ$ судака, собранного в разные годы, была выявлена только в одном случае. В

¹ Приказ Минсельхоза России от 30.01.2015 г. № 25 (ред. от 25.08.2015 г.) “Об утверждении Методики расчета объема добычи (вылова) водных биологических ресурсов, необходимого для обеспечения сохранения водных биологических ресурсов и обеспечения деятельности рыболовных хозяйств, при осуществлении рыболовства в целях аквакультуры (рыбоводства)” Зарегистрировано в Минюсте России 20.02.2015 г. № 36147.

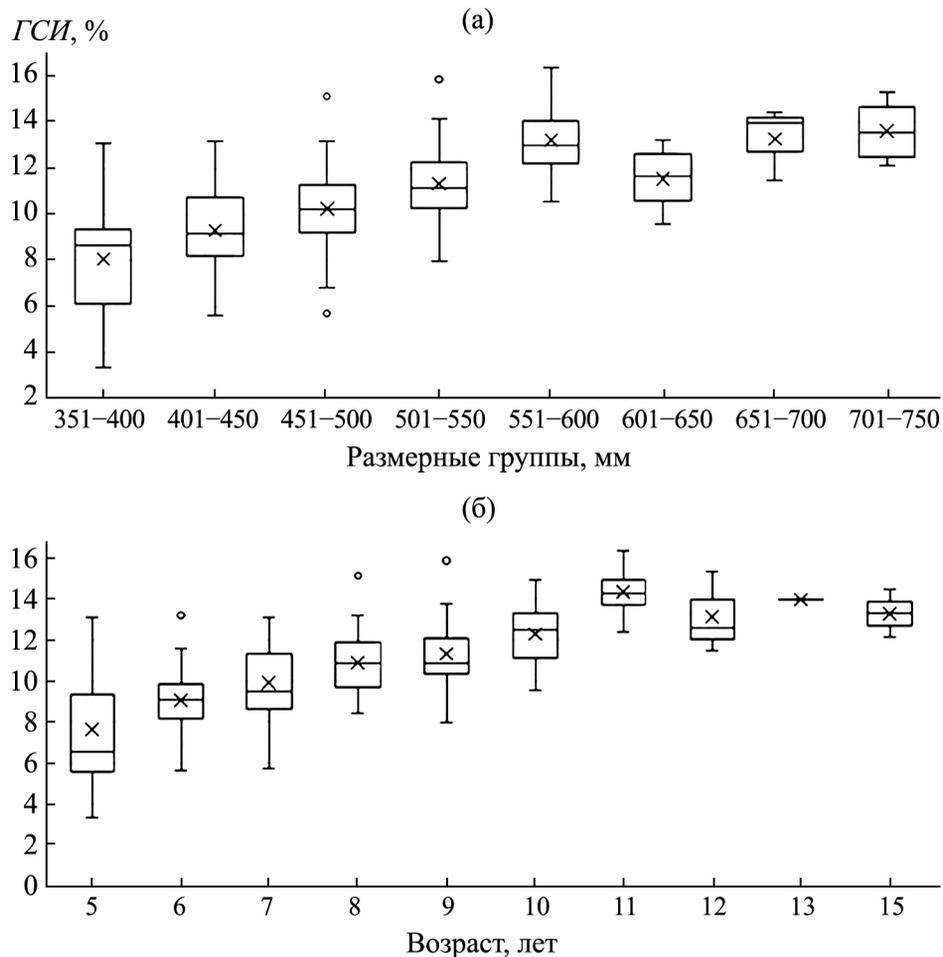
² Свидетельство о государственной регистрации программы для ЭВМ № 2015611815 Российская Федерация. Fish Reader: № 2014663677: заявл. 18.12.2014: опублик. 06.02.2015/ В.В. Безматерных. EDN CRPMEV.

³ Свидетельство о государственной регистрации программы для ЭВМ № 2021618173 Российская Федерация. Fish Explorer: № 2021617448: заявл. 18.05.2021: опублик. 24.05.2021/ В.В. Безматерных. EDN HOVMFO.

⁴ Core Team. <https://www.r-project.org>

Таблица 1. Возрастная динамика численности в соотношении полов локальных стад судака Камского водохранилища (весна–осень 2018–2023 гг.)

Возраст, лет	Локация 5			Локация 4			Локация 2			Локация 1		
	♂:♀	♂	♀	♂:♀	♂	♀	♂:♀	♂	♀	♂:♀	♂	♀
5	3.5 : 1	21	6	1.2 : 1	28	24	0.5 : 1	1	2	2.4 : 1	22	9
6	1.1 : 1	12	11	4.5 : 1	18	4	1.8 : 1	33	18	1.9 : 1	48	25
7	1.3 : 1	10	8	0.6 : 1	6	10	1.4 : 1	23	16	1.3 : 1	31	23
8	1.2 : 1	11	9	0.3 : 1	1	3	0.4 : 1	11	28	0.9 : 1	11	12
9	0.7 : 1	8	12	0.3 : 1	1	4	0.6 : 1	8	14	0.6 : 1	4	7

**Рис. 3.** Преднерестовые значения ГСИ самок в размерных (а) и возрастных (б) группах судака Камского водохранилища в мае 2018–2023 гг.

2019 г. в локации 1 рыбы длиной 45–50 см характеризовались значимо большими значениями по сравнению с рыбами, собранными в этом месте в 2022 и 2023 гг. Близкие результаты были получены при сравнении ГСИ рыб разных возрастных групп. В локации 1 самки судака 8-ми годовалого возраста, собранные в 2019 г., имели достоверно большие значения ГСИ по сравнению с рыбами, собранными здесь в 2022 и 2023 гг.

Отсутствие достоверных межгодовых различий судака в остальных точках сбора позволило

объединить выборки разных лет, которые использовали для последующего анализа пространственной динамики и размерно-возрастной изменчивости ГСИ судака Камского водохранилища. По результатам анализа объединенной выборки судака Камского водохранилища (за исключением выборки 2019 г. в локации 1), было установлено, что с увеличением линейных размеров и возраста рыб ГСИ достоверно увеличивается до размерной группы 55–60 см и возраста 11 лет (рис. 3, табл. 2, 3).

Таблица 2. ГСИ в размерных группах (мм) судака Камского водохранилища в мае 2018–2023 гг.

№	Год	351–400 ^h	401–450 ⁱ	451–500 ^j	501–550 ^k	551–600 ^l	601–650 ^m	651–700 ⁿ	701–750 ^o
5	2018, 2021 ^a	$9.6 \pm 1.09 (5)$ 6.5–13.1	$8.9 \pm 0.81 (6)$ 7.1–12.6	$10.5 \pm 0.53 (4)^e$ 9.0–11.3	$12.7 \pm 1.61 (3)$ 10.5–15.9	–	–	–	–
4	2018, 2019, 2022 ^b	$7.5 \pm 0.85 (5)$ 5.3–9.4	$8.7 \pm 0.48 (16)$ 4.9–11.7	$10.4 \pm 0.51 (7)^e$ 9.2–13.1	$10.0 \pm 1.28 (4)$ 8.0–13.8	$14.3 \pm 0.67 (5)$ 12.4–16.4	$10.3 \pm 0.68 (2)$ 9.6–10.9	$12.7 \pm 1.24 (2)$ 11.5–14.0	$12.4 \pm 0.25 (2)$ 12.1–12.6
3	2022 ^c	10.0	–	$8.5 \pm 0.62 (6)^e$ 6.8–11.1	$10.9 \pm 0.52 (2)$ 9.4–11.4	$11.8 \pm 1.20 (2)$ 10.6–13.0	–	–	$14.9 \pm 0.41 (2)$ 14.5–15.3
2	2019, 2023 ^d	9.2	$10.2 \pm 0.86 (7)$ 6.3–12.5	$10.8 \pm 0.42 (10)^e$ 9.3–13.2	$11.4 \pm 0.70 (3)$ 10.2–12.6	$12.1 \pm 0.06 (2)$ 12.1–12.2	13.2	–	–
1	2019 ^e	–	11.8	$14.0 \pm 0.88 (5)$ 12.5–17.4 ^{ab c d f}	$12.1 \pm 0.48 (3)$ 11.3–12.9	–	–	–	–
	2022, 2023 ^f	$7.3 \pm 0.99 (6)$ 3.3–9.7	$9.5 \pm 0.46 (13)$ 6.7–13.2	$10.2 \pm 0.48 (21)^e$ 5.7–15.1	$11.2 \pm 0.40 (6)$ 9.9–12.5	14.1	12.4	14.4	–
Всего	2018–2023 ^g	$8.1 \pm 0.54 (19)$ 3.3–13.1 ^{k m n o}	$9.3 \pm 0.27 (42)$ 5.6–13.2 ^{k n o}	$10.3 \pm 0.27 (48)^f$ 5.7–15.1	$11.4 \pm 0.43 (19)$ 8.0–15.9 ^{h i l}	$13.2 \pm 0.57 (9)$ 10.6–16.4 ^{h i k}	$11.5 \pm 0.80 (4)$ 9.6–13.2	$13.3 \pm 0.91 (3)$ 11.5–14.4 ^h	$13.6 \pm 0.76 (4)$ 12.1–15.3 ^{h i}

Примечание. Здесь и в табл. 3, 5–8, № – локация; над чертой – среднее значение ± ошибка среднего, в скобках – количество особей; под чертой – пределы варьирования (min–max). Статистически отличающиеся ($p < 0.05$) средние значения для рыб разных локаций (в пределах одного размерного класса) отмечены буквами ^{a–g}, для разных размерных групп (в целом по водоему) – буквами ^{h–o}. Всего – по всему водоему (2018–2023 гг.) за вычетом выборки, собранной в точке 1 в 2019 г.; ^{a–g} – данные отсутствуют

Таблица 3. ГСИ в возрастных группах судака Камского водохранилища в мае 2018–2023 гг.

№	Год	5 ^h	6 ⁱ	7 ^j	8 ^k	9 ^l	10 ^m	11 ⁿ	12 ^o	13	15
5	2018, 2021 ^a	$9.8 \pm 1.91 (2)$ 6.5–13.1	$8.7 \pm 0.31 (7)$ 7.1–10.8	$10.4 \pm 0.62 (4)$ 8.6–12.6	$11.5 \pm 0.26 (2)$ 11.0–11.9	$12.4 \pm 1.10 (3)$ 10.5–15.9	–	–	–	–	–
4	2018, 2019, 2022 ^b	$6.8 \pm 0.95 (5)$ 4.8–9.4	$8.6 \pm 0.50 (10)$ 5.6–10.4	$10.1 \pm 0.49 (11)$ 7.2–13.1	$9.4 \pm 0.15 (3)^e$ 9.2–9.7	$10.3 \pm 1.79 (3)$ 8.0–13.8	$12.6 \pm 0.83 (6)$ 9.6–14.9	16.4	$12.1 \pm 0.83 (2)$ 11.5–12.6	13.9	12.1
3	2022 ^c	10.0	–	$8.5 \pm 0.63 (6)$ 6.8–11.13	–	$10.9 \pm 0.52 (2)$ 10.4–11.4	$11.8 \pm 1.20 (2)$ 10.6–13.0	–	15.3	–	14.5
2	2019, 2023 ^d	–	$9.7 \pm 0.76 (7)$ 6.3–11.5	$11.2 \pm 0.9 (2)$ 10.3–12.1	$11.2 \pm 0.73 (5)$ 9.3–13.2	$11.0 \pm 0.47 (7)$ 9.5–12.5	$12.4 \pm 0.50 (3)$ 11.5–13.2	–	–	–	–
1	2019 ^e	11.8	–	12.1	$13.8 \pm 1.00 (5)^{b f}$ 11.3–17.2	–	–	–	–	–	–
	2022, 2023 ^f	$5.4 \pm 1.14 (3)$ 3.3–7.3	$9.4 \pm 0.38 (16)$ 6.7–13.2	$9.9 \pm 0.56 (15)$ 5.7–12.9	$11.0 \pm 0.72 (8)^e$ 8.4–15.1	$11.1 \pm 0.50 (3)$ 10.4–12.1	11.2	$13.7 \pm 0.63 (3)$ 12.4–14.4	–	–	–
Всего	2018–2023 ^g	$7.6 \pm 0.85 (11)$ 3.3–13.1 ^{k l m n o}	$9.1 \pm 0.23 (40)$ 5.6–13.2 ^{k l m n o}	$9.9 \pm 0.29 (38)$ 5.7–13.1 ^{h i l m n o}	$10.9 \pm 0.36 (18)$ 8.4–15.1 ^{h i n}	$11.3 \pm 0.43 (18)$ 8.0–15.9 ^{h i j}	$12.3 \pm 0.45 (12)$ 9.6–14.9 ^{h i j}	$14.3 \pm 0.82 (4)$ 12.4–16.4 ^{h i j k}	$13.1 \pm 1.13 (3)$ 11.5–15.3 ^{h i j}	13.9	$13.3 \pm 1.18 (2)$ 12.1–14.5

Таблица 4. Результаты корреляционного анализа и характеристики моделей, использованных для описания зависимостей *ГСИ*, *АП* и *ОП* от длины (*L*), массы (*W*) и возраста (*A*) судака Камского водохранилища в 2018–2023 гг.

ЗП	АФ	УФ	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>R</i> ²	<i>r</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
<i>АП</i>	<i>L</i>	Степенное	0.0002	3.38	–	0.92	0.92	29.40	<0.01
	<i>W</i>	Линейное	164.67	–19 214.00	–	0.94	0.97	51.14	<0.01
	<i>A</i>	Степенное	2415.10	2.27	–	0.85	0.89	23.90	<0.01
<i>ОП</i>	<i>L</i>	Логистическое	201.90	6.03	–0.009	0.05	0.20	2.55	0.01
	<i>W</i>	Гаусса	206.03	–4491.20	4.062e07	0.05	0.18	2.32	0.02
	<i>A</i>	Гомпертца	192.51	–22.24	–0.95	0.06	0.21	2.64	<0.01
<i>ГСИ</i>	<i>L</i>	Гаусса	13.41	–677.60	85 828.0	0.36	0.57	8.54	<0.01
	<i>W</i>	Логистическое	13.39	1.68	–0.001	0.39	0.52	7.60	<0.01
	<i>A</i>	Полиномиальное	–0.07	1.89	0.15	0.35	0.57	8.68	<0.01

Примечание. ЗП – зависимая переменная; АФ – аргумент функции; УФ – уравнение функции; *a–c* – коэффициенты уравнения, *r*, *t*, *p* – результаты корреляционного анализа.

Плодовитость. Минимальные индивидуальная абсолютная (*ИАП*) и относительная плодовитость (*ИОП*) судака Камского водохранилища были 60 694 икринок, и 87.3 икр./1 г тела соответственно у 5-годовалой самки длиной 400 мм и массой 789 г. Максимальные значения *ИАП* достигали 1 184 058 икринок у 15-годовалой особи длиной 730 мм и массой 7200 г., *ИОП* – 313.1 икр./1 г тела у 6-годовалой рыбы длиной 407 мм и массой 969 г. Параметры моделей, использованных для описания зависимости *ГСИ*, *АП* и *ОП* от длины, массы и возраста судака Камского водохранилища, представлены в табл. 4.

Межгодовая и пространственная динамика *АП* и *ОП* в разных размерных и возрастных классах судака. Анализ межгодовых изменений *АП* в каждой локации показал значимые различия только для рыб локации 1 длиной 45–50 см. Рыбы, собранные в 2019 г., отличались большими значениями *АП* (306.7 ± 25.6 тыс. икринок, $\lim 240.1–360.5$, $n = 5$) от рыб, собранных в 2022 г. (217.4 ± 17.3 тыс. икринок, $\lim 149.7–309.8$, $n = 9$), и рыб, собранных в 2023 г. (254.6 ± 10.7 тыс. икринок, $\lim 198.0–314.1$, $n = 12$).

Межгодовые различия *ОП* были выявлены также только у рыб длиной 45–50 см из локации 1. Рыбы, собранные в 2019 г., отличались большими значениями *ОП* (232.3 ± 11.8 шт., $\lim 199.6–257.8$, $n = 5$) от рыб, собранных в 2022 г. (182.6 ± 14.4 шт., $\lim 124.0–256.4$, $n = 9$) и в 2023 г. (194.5 ± 8.9 шт., $\lim 148.2–256.6$, $n = 12$). Кроме того, *АП* и *ОП* 8-годовалых рыб из локации 1 в 2019 г. была значительно больше, чем у рыб в 2022 и 2023 гг.

Отсутствие межгодовых различий *АП* и *ОП* позволило объединить рыб из сборов разных лет в каждой из локаций (за исключением судака из точки 1 сборов 2019 г.) и провести последующее сравнение размерной и возрастной динамики

показателей плодовитости у судака разных районов Камского водохранилища (табл. 5–8).

Анализ пространственной изменчивости *АП* выявил достоверные различия только для рыб длиной 45–50 см (табл. 5). Рыбы локации 1 сбора 2019 г. значимо отличались максимальными значениями *АП* от всех других рыб. Также значимая разница была получена для рыб локации 1, собранных в 2022 и 2023 гг., с рыбами из локации 3, имевшими в этой размерной группе наименьшие показатели *АП* (174.1 ± 11.2 тыс. икр., $\lim 142.2–220.7$, $n = 6$) (табл. 5). Также *АП* значимо отличалась у рыб из локации 1 сбора 2022–2023 гг. в возрасте 6 лет, у рыб из локации 5, в возрасте 7 лет – из локаций 3 и 5, в возрасте 8 лет – из локаций 3 и 4 (табл. 6).

Выявлены внутривидовые различия *ОП* в двух размерных классах рыб. Рыбы локации 1 сборов 2019 г. размерного класса 45–50 см значимо отличались от рыб локаций 3–5 (табл. 7). Рыбы из локации 2 значимо отличались от рыб из локации 4. В обеих рассмотренных размерных группах рыбы локаций 1 и 2 характеризовались наибольшими показателями *ОП*. Кроме того, рыбы возраста 7 лет из локации 4 значимо отличались от рыб локаций 3 и 5, рыбы возраста 8 лет из локации 1 сборов 2019 г. – от рыб из локаций 2 и 4. Также значимые различия *ОП* были получены для 10-летних рыб из локаций 2 и 4 (табл. 8).

С увеличением линейных размеров, массы и возраста рыб *АП* и *ОП* достоверно увеличиваются (рис. 4). На протяжении всей жизни происходит рост *АП*, тогда как увеличение *ОП* было характерно для рыб длиной менее 55–60 см и возраста до 11 лет включительно. В локациях 1 и 2 рыбы возраста 6–8 лет характеризовались максимальными значениями *АП* и *ОП*.

Таблица 5. Показатели АП (тыс. икр.) в размерных группах сулака (мм) различных участков Камского водохранилища в 2018–2023 гг.

№	Год	351–400 ^h	401–450 ⁱ	451–500 ^j	501–550 ^k	551–600 ^l	601–650 ^m	651–700 ⁿ	701–750 ^o
5	2018, 2021 ^a	119.5 ± 13.07(5) 82.6–150.0	140.1 ± 10.11(6) 102.2–163.6	216.8 ± 18.18(4) 168.7–257.0	301.0 ± 59.86(3) 200.2–407.4	–	–	–	–
4	2018, 2019, 2022 ^b	86.6 ± 7.87(5) 60.7–107.4	159.0 ± 9.39(15) 85.4–218.5	212.1 ± 10.62(7) 185.8–270.3	271.8 ± 21.84(4) 221.5–314.8	444.1 ± 41.33(5) 348.7–595.4	446.7 ± 61.18(2) 385.5–507.9	704.7 ± 107.26(2) 597.4–811.9	946.7 ± 5.73(2) 941.0–952.5 1109.6 ± 74.41(2) 1035.2–1184.1
3	2022 ^c	107.4	–	174.1 ± 11.16(6) ^e 142.2–220.7	307.3 ± 8.65(2) 298.6–315.9	405.8 ± 16.43(2) 389.3–422.2	–	–	–
2	2019, 2023 ^d	120.7	173.6 ± 15.63(7) 102.8–242.9	245.7 ± 20.61(10) 182.7–417.4	362.6 ± 52.38(3) 276.4 ± 23.36(3)	370.6 ± 21.33(2) 349.3–391.9	538.6	–	–
1	2019 ^e	–	140.7	306.7 ± 25.64(5) ^d 240.1–361.5	276.4 ± 23.36(3) 232.0–311.2	–	–	–	–
	2022, 2023 ^f	117.6 ± 17.00(6) 61.2–169.5	166.5 ± 12.03(13) 111.2–249.9	238.6 ± 10.20(21) ^e 149.7–314.1	320.1 ± 24.07(6) 222.8–404.1	385.7	572.4	815.9	–
Всего	2018–2023 ^g	111.0 ± 7.71 61.2–169.5 ^{hijklmnop}	162.4 ± 6.96 85.4–317.8 ^{hijklmnop}	236.4 ± 7.75 142.2–417.4 ^{hijklmnop}	306.8 ± 14.03 200.2–430.4 ^{hij}	415.9 ± 22.31 348.7–595.4 ^{hij}	501.1 ± 40.71 385.5–572.4 ^{hij}	741.7 ± 72.17 597.4–815.9 ^{hij}	1 028.2 ± 56.04 941.0–1 184.1 ^{hij}

Таблица 6. Возрастная динамика АП (тыс. икр.) локальных стад сулака Камского водохранилища в 2018–2023 гг.

№	Год	7 ⁱ	8 ^j	9 ^k	10 ^l	11 ^m	12 ⁿ	13	15
5	2018, 2021 ^a	171.9 ± 17.95(4) ^f 141.1–223.1	209.3 ± 9.07(2) 200.2–218.4	319.9 ± 5.12(3) 257.0–407.4	–	–	–	–	–
4	2018, 2019, 2022 ^b	199.3 ± 9.16(11) 165.6–270.3	230.8 ± 35.59(3) ^f 185.8–301.1	262.0 ± 27.63(3) 221.5–314.8	419.9 ± 22.54(6) 348.7–507.9	595.4	769.2 ± 171.79(2) 597.4–941.0	811.9	952.5
3	2022 ^c	174.1 ± 11.12(6) ^f 142.2–193.8	–	307.3 ± 8.65(2) 298.6–315.9	405.8 ± 16.43(2) 389.3–422.2	–	1035.2	–	1 184.1
2	2019, 2023 ^d	254.8 ± 9.21(2) 245.6–264.0	229.3 ± 9.77(5) ^f 205.1–259.6	292.1 ± 35.13(7) 182.7–417.4	455.6 ± 42.50(3) 398.0–538.6	–	–	–	–
1	2019 ^e	232.0	327.3 ± 14.57(5) ^d 286.0–361.5	–	–	–	–	–	–
	2022, 2023 ^f	226.2 ± 11.99(15) ^{de} 149.7–309.8	283.2 ± 13.70(8) ^{de} 226.1–343.1	318.3 ± 52.57(3) 222.8–404.1	319.0	591.3 ± 124.53(3) 385.7–815.9	–	–	–
Всего	2018–2023	206.7 ± 6.9 141.1–309.8 ^{hijklmn}	267.8 ± 11.10 185.8–361.5 ^{ghijklmn}	297.8 ± 17.37 182.7–417.4 ^{hijklmn}	418.0 ± 17.62 319.0–538.6 ^{hijklmn}	592.3 ± 88.06 385.7–815.9 ^{hijklmn}	857.9 ± 133.04 597.4–1035.2 ^{hijklmn}	811.9	1 068.3 ± 115.80 952.5–1184.1
L, см		46.2 ± 0.56 38.7–47.7	49.3 ± 0.39 44.5–53.0	51.2 ± 0.59 47.2–57.0	57.4 ± 0.85 52.5–62.5	60.8 ± 2.26 55.4–66.1	71.5 ± 1.16 69.5–73.5	68.0	73.8 ± 0.75 73.0–74.5
W, г		34.0–41.4 764.2 ± 30.14	1388.0 ± 26.75 1080–1855	1900.9 ± 61.12 1312–2288	2732.2 ± 99.59 2224–3352	3502.5 ± 493.60 2513–4820	5 393.3 ± 476.90 4445–5955	4 585	6790.0 ± 410.00 6800–7200
n, экз.		12	39	18	12	4	3	1	2

Таблица 7. Показатели ОП (икр.) в размерных классах судака Камского водохранилища в 2018–2023 гг.

№	Год	351–400 ^г	401–450 ^г	451–500 ^г	501–550 ^г	551–600 ^г	601–650 ^г	651–700 ^г	701–750 ^г
5	2018, 2021 ^а	188.0 ± 21.24(5) 123.0–255.0	166.5 ± 10.89(6) 134.0–207.0	172.3 ± 9.81(4) ^е 155.0–200.0	192.7 ± 29.79(3) ^б 143.0–246.0	–	–	–	–
4	2018, 2019, 2022 ^б	142.0 ± 20.46(5) 87.0–211.0	179.7 ± 9.64(15) 109.0–273.0	182.3 ± 11.24(7) ^е 138.0–223.0	175.3 ± 9.52(4) ^в 152.0–196.0	200.6 ± 12.68(5) 173.0–245.0	168.5 ± 18.50(2) 150.0–187.0	193.0 ± 33.0(2) 160.0–226.0	189.0 ± 5.00(2) 184.0–194.0
3	2022 ^с	164.0	167.0 167.0 ± 15.00(2) 152.0–182.0	154.8 ± 13.36(4) ^е 136.0–194.0	182.5 ± 1.50(2) 181.0–184.0	189.0 ± 11.00(2) 178.0–200.0	–	–	211.5 ± 8.50(2) 203.0–220.0
2	2019, 2023 ^д	120.7	115.0–249.0	188.4 ± 13.20(10) ^е 139.0–285.0	214.0 ± 8.50(3) 198.0–227.0	207.0 ± 1.00(2) 206.0–208.0	215.0	–	–
1	2019 ^е	–	167.0	232.6 ± 11.80(5) ^{б,с,д,г} 200.0–258.0	188.0 ± 14.50(3) 159.0–203.0	–	–	–	–
	2022, 2023 ^г	162.8 ± 19.31(6) 98.0–225.0	187.8 ± 13.21(13) 138.0–313.0	189.4 ± 7.89(21) ^е 124.0–257.0	186.3 ± 15.17(6) 136.0–236.0	189.0	190.0	214.0	–
Всего	2018–2023	149.1 ± 14.89(16) ^к 87.0–225.5	184.4 ± 6.28(42) 108.8–313.1	182.3 ± 5.11(48) 124.0–284.5	184.8 ± 6.21(19) 135.7–246.0	198.2 ± 6.57(10) ^к 172.8–244.9	185.4 ± 13.43(4) 150.0–215.0	199.8 ± 20.46(3) 160.0–226.0	200.5 ± 7.55(4) 184.0–220.0

Таблица 8. Возрастная динамика ОП (икр.) локальных стад судака Камского водохранилища в 2018–2023 гг.

№	Годы	5 ^г	6 ^г	7 ^г	8 ^г	9 ^г	10 ^г	11 ^г	12 ^г	13	15
5	2018, 2021 ^а	219.3 ± 35.60(2) 183.7–254.9	170.1 ± 11.90(7) 123.3–207.3	166.0 ± 12.87(4) ^б 139.7–200.0	152.8 ± 9.75(2) 143.0–162.5	201.8 ± 22.61(3) 170.5–245.7	–	–	–	–	–
4	2018, 2019, 2022 ^б	145.2 ± 21.16(5) 87.3–211.0	173.9 ± 14.39(10) 108.8–273.0	191.0 ± 4.61(11) ^а 172.0–222.8	156.5 ± 13.94(3) 137.7–183.7	172.0 ± 12.68(3) ^в 152.0–195.5	182.3 ± 8.17(6) ^в 149.8–203.5	244.9	177.0 ± 17.45(2) 159.5–194.4	226.2	184.2
3	2022 ^с	163.9	–	158.6 ± 9.69(6) ^б 135.5–193.8	–	182.9 ± 1.45(2) 181.4–184.3	188.8 ± 10.95(2) 177.8–199.7	–	219.8	–	203.4
2	2019, 2023	–	184.6 ± 15.29(7) 114.8–249.0	203.9 ± 11.1(2) 192.8–215.0	180.1 ± 12.93(5) 142.7–214.3	200.0 ± 16.69(7) ^б 139.0–284.5	219.5 ± 3.67(3) ^б 215.0–226.8	–	–	–	–
1	2019 ^г	167.1	205.6 ± 5.95(2) 199.6–211.5	158.5	230.9 ± 12.50(5) ^г 201.6–257.8	–	–	–	–	–	–
	2022, 2023 ^г	128.7 ± 19.06(3) 98.1–163.7	189.5 ± 11.06(16) 138.2–313.1	189.5 ± 10.78(15) 124.0–256.6	193.0 ± 8.48(8) ^г 169.6–235.8	182.6 ± 24.40(3) 135.7–217.8	159.7	197.5 ± 8.07(3) 189.2–213.6	–	–	–
Всего		156.8 ± 13.67 ^{г,и} 87.3–254.9	182.5 ± 6.26 ^г 108.8–313.1	182.7 ± 5.15 124.0–256.6	190.2 ± 7.30 137.7–257.8	190.8 ± 8.41 ^г 135.7–284.5	190.8 ± 6.90 ^{г,и} 149.8–226.8	209.3 ± 13.16 ^г 189.2–244.9	191.2 ± 17.48 159.5–219.8	226.2	193.8 ± 9.6 184.2–203.4
n, экз.		12	42	39	23	18	12	4	3	1	2

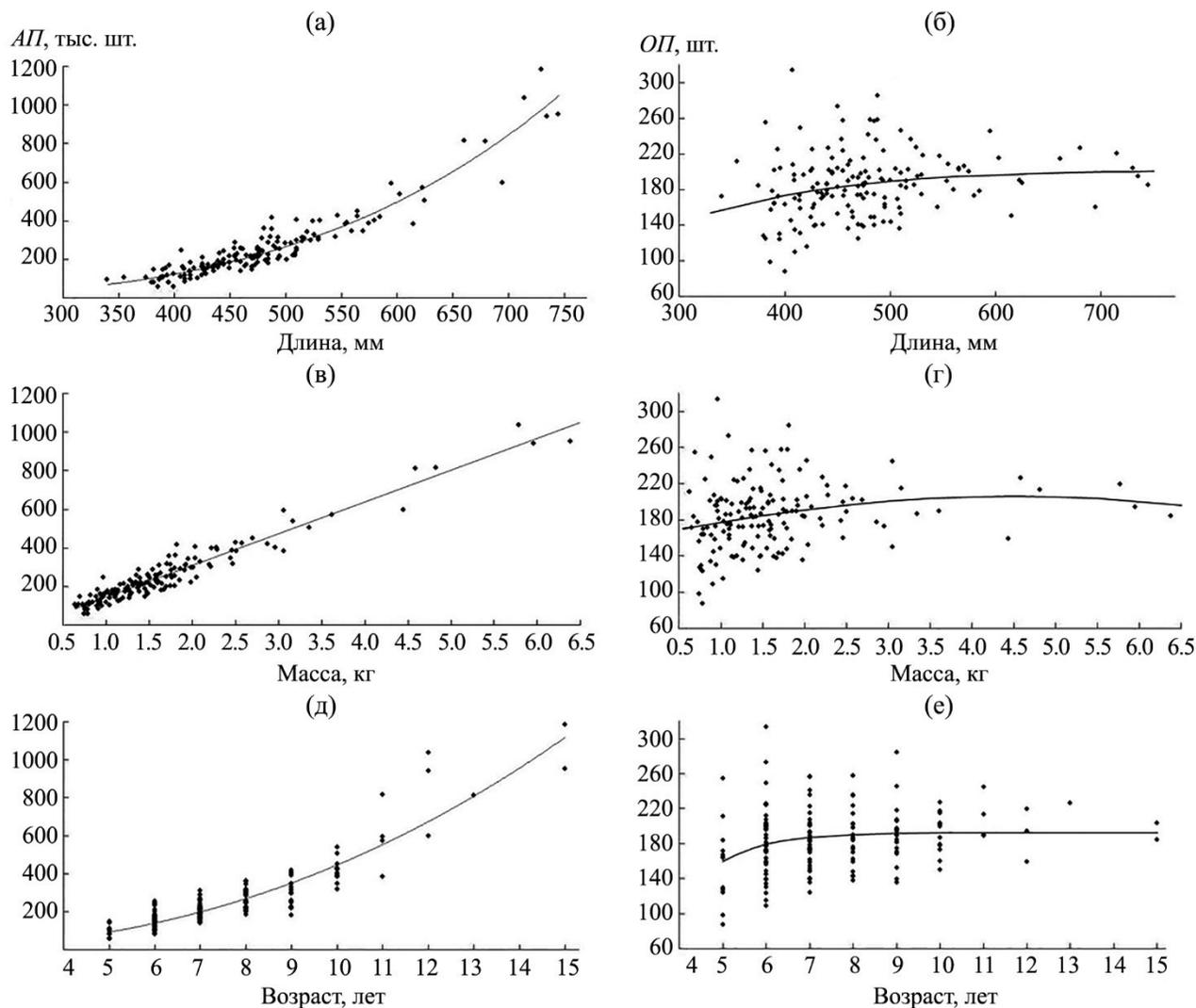


Рис. 4. Зависимость *АП* (а, в, д) и *ОП* (б, г, е) от длины (а, б), массы (в, г) и возраста (д, е) судака в Камском водохранилище в 2018–2023 гг.

Таблица 9. Расчет коэффициентов промыслового возврата судака от стадии личинки для различных локаций рыб в Камском водохранилище

№	ПЗ	Доля	♀♀		n		VPA	K_{ne}
			всего	отн.	отл.	опл.		
5	254.41	26.43	67.23	53.78	10 457 345	8 365 876	95.25	0.00114
4	57.55	24.70	14.22	11.37	2 422 093	1 937 674	18.23	0.00094
2	101.89	40.65	41.42	33.14	6 547 535	5 238 028	36.73	0.00070
1	27.36	38.53	10.54	8.43	2 004 025	1 603 220	13.39	0.00083

Примечание. № – номер локации; ПЗ – промысловый запас по VPA-модели в 2018 г., тыс. шт.; Доля – доля зрелых самок, % всех рыб; ♀♀ – зрелые самки в 2018 г., тыс. шт.; отн. – успешно отнерестившиеся самки; n – общее количество икры, тыс. шт. (отл. – отложенной, опл. – оплодотворенной); VPA – численность пополнения, (рыбы 5–5+) в 2023 г., тыс. шт.; K_{ne} – K_{ne} , % икры.

Эффективность естественного воспроизводства. Анализ эффективности естественного воспроизводства судака Камского водохранилища по результатам расчета коэффициентов промыслового возврата (K_{ne}) показал, что уровень выживаемости судака от

стадии отложенной икры до стадии взрослой особи различается на исследованных участках. Значения K_{ne} от икры варьировали от 0.00070% до 0.00113% (табл. 9). Наименьшие значения K_{ne} наблюдали в локациях 1 и 2, наибольшие – в локациях 4 и 5.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Половое созревание и соотношение полов. В пределах южной части ареала распространения судак характеризуется ранними сроками полового созревания: рыбы возраста 1–3 года, как правило, половозрелые (Сахаров, 1985; Весег, 1999; Коваленко, 2012; Ozyurt et al., 2012). Обратная ситуация наблюдается для водоемов северных широт, в которых популяции вида созревают позднее. Для популяций высоких широт характерно увеличение количества циклов размножения и продолжительности жизни рыб, которая может достигать 31 года (Кудерский, 1984).

В условиях Камского водохранилища зарегистрированы выраженные различия в скорости полового созревания рыб в разных районах. Рыбы в нижней части водохранилища созревают быстрее и при меньших размерах тела. Судак из локации 5, занимающей самое северное положение, характеризуется наиболее поздними сроками полового созревания. Выявленная пространственная изменчивость скорости полового созревания судака Камского водохранилища может быть проявлением широтной изменчивости, отражающей различия в длительности вегетационного периода в пределах одного водоема, что влияет на скорость роста и созревание рыб (Зыков, Иванов, 2008; Trip et al., 2014; Álvarez-Noriega et al., 2023).

Зависимость сроков наступления половозрелости судака от географического расположения водоема ($n = 15$) можно описать уравнением линейной функции: $y = 0.1746x - 5.2945$ ($R^2 = 0.69$), где x – градус северной широты в целых числах, y – возраст полового созревания самок, за который принят минимальный возраст рыб, участвующих в воспроизводстве (рис. 5).

В пределах ареала распространения вида соотношение самцов и самок может значительно варьировать. Возможно как преобладание самцов над самками (Весег, 1999; Коваленко, 2012), так и самок над самцами (M'Hetli et al., 2011). При этом во всех популяциях доля самцов с увеличением возраста рыб снижается, это наблюдается и у судака Камского водохранилища.

Возрастная динамика соотношения полов у судака Камского водохранилища различается в локациях. До 7-годовалого возраста самцы преобладают над самками во всех группировках. В локации 5 самки численно доминируют над самцами только с 9-годовалого возраста. Очевидно, пониженная смертность самцов связана здесь с поздними сроками полового созревания и более низким темпом роста рыб этой группировки (Казаринов и др., 2023).

ГСИ и плодовитость. Исследования межгодовой динамики плодовитости рыб – важные условия, необходимые для понимания процессов,

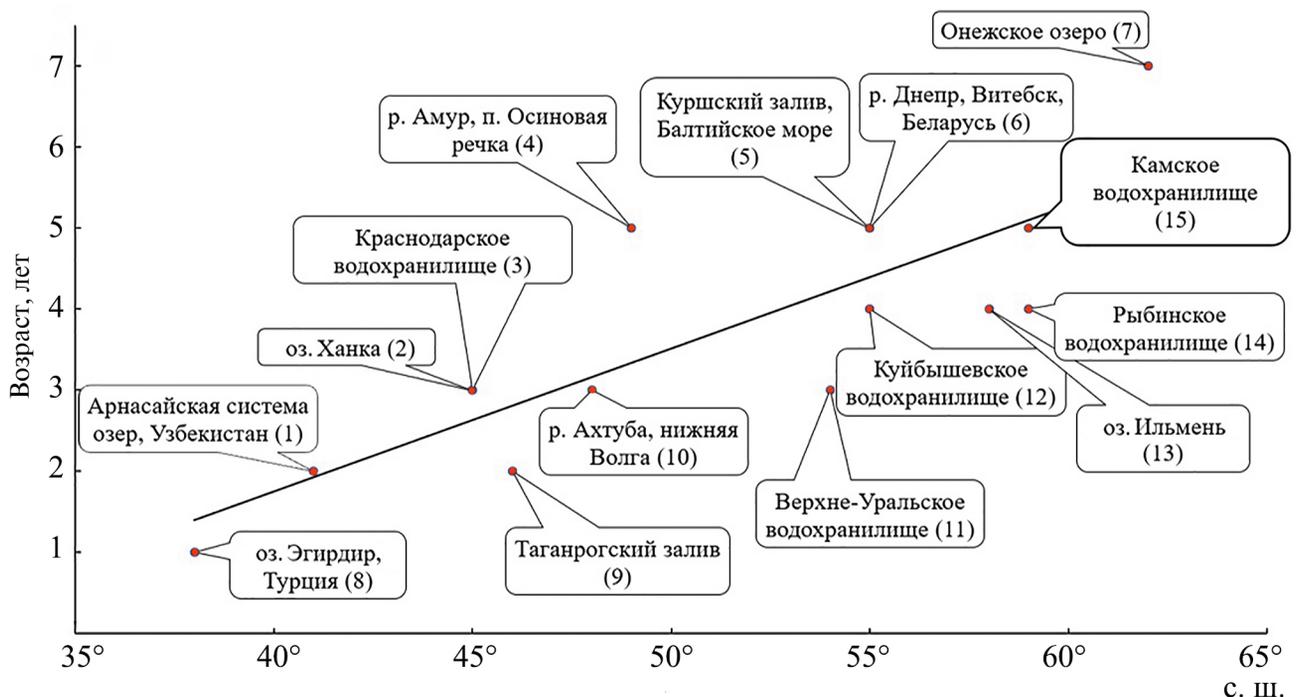


Рис. 5. Зависимость возраста начала полового созревания самок судака от географического расположения водоема. Литературные источники: 1 – Dekhkonova, 2023; 2 – Шаповалов, 2018; 3 – Коваленко, 2012; 4 – Семенченко, Подорожнюк, 2014; 5 – Павлов, Габаев, 2012; 6 – Жуков, 1967; 7 – Биоресурсы..., 2008; 8 – Весег, 1999; 9 – Горбенко и др., 2019; 10 – Самойлов, 2017; 11 – Перминов, 1975; 12 – Ислам, 2004; 13 – Сахаров, 1985; 14 – Рыбы..., 2015; 15 – данные авторов.

влияющих на формирование запаса и его сохранение. Пространственная изменчивость биологических характеристик рыб отражает разнообразие условий их существования в пределах одного водоема. Значительные отклонения репродуктивных показателей рыб могут происходить как под влиянием внешних факторов среды (Бойко и др., 1978), так и при антропогенном воздействии, связанным, в том числе с промышленным загрязнением (Решетников и др., 2000).

Значения *ГСИ* судака Камского водохранилища, в среднем составляющие 10.4%, значительно превосходят таковые для рыб южных популяций вида. Данные по *ГСИ* самок с преднерестовым состоянием гонад представлены для водохранилища Сейхан (Турция), где среднее значение *ГСИ* в преднерестовый период для самок составило 2% (Ozyurt et al., 2011). Полученная разница объяснима тем, что у рыб при высоких температурах среды в пределах видовой толерантности *ГСИ* снижается, что, в частности, описано для ставриды *Trachurus mediterraneus* (S., 1868) и голяна *Rhynchocypris kumgangensis* (K., 1980) (Im et al., 2016; Мельникова, Кузьминова, 2020). Сопоставить полученные нами результаты по характеру онтогенетических изменений *ГСИ* с таковыми других авторов не удалось, поскольку эти данные в литературе не приводятся. Отметим, что динамика возрастных изменений *ГСИ* характеризуется его возрастанием у рыб до длины 55–60 см и 11-летнего возраста. В последующих размерных и возрастных классах наблюдается некоторая стабилизация значений *ГСИ*, возможно, с этого возраста происходит снижение генеративного обмена веществ относительно соматического.

В зависимости от географического положения водоема максимальная абсолютная плодовитость судака изменяется от 151.7 тыс. икринок у южных популяций, до 1500 тыс. икринок у судака Онежского озера (Весег, 1999; Бабий и др., 2008). В Краснодарском водохранилище *АП* судака варьирует от 18.4 до 596.2 тыс. икринок (Коваленко, 2012), у судака оз. Ханка (Приморский край) – от 150 до 894 тыс. икринок (Кравцов, Таразанов, 1999), в оз. Ильмень (Новгородская область) – от 10.1 до 987.3 тыс. икринок (Сахаров, 1985). Показатели *ИАП* судака Камского водохранилища (от 60.7 до 1184.1 тыс. икринок) не выходят за рамки популяционных и отражают динамику *АП* в зависимости от географического положения водоема.

Относительная плодовитость судака в пределах ареала варьирует от 31 (Сахаров, 1985) до 467 шт./г тела (Lappalainen et al., 2003), в оз. Эгирдир (Турция) *ОП* – от 50 до 241 шт./г (Весег, 1999), в оз. Восточный Арнасай (Узбекистан) – 45.9–240.3 шт./г (Dekhkonova, 2023), в Краснодарском водохранилище – 203–252 шт./г (Коваленко, 2012). В

Камском водохранилище по нашим данным *ОП* судака составляет от 87.3 до 313.1 шт.

В одинаковых возрастных группах судака из разных участков Камского водохранилища выявлено большее количество различий *АП* и *ОП*, чем при сравнении таковых в одинаковых размерных группах. Меньшая изменчивость *АП* судака в одинаковых размерных группах рыб определяет разницу характера связи *АП* от длины тела и возраста судака. Связь длины с *АП* судака объединенной выборки рыб Камского водохранилища описывается с более высоким значением коэффициента детерминации по сравнению со связью *АП* с возрастом судака (табл. 4). Аналогичные результаты получены при сравнении характера связи *АП* с длиной тела для судака различных популяций, которая описывается уравнением степенной функции $y = 7E-05x^{3.5691}$ и значением $R^2 = 0.95$ (рис. 6а). В то же время сравнение возрастных изменений *АП* судака Камского водохранилища с таковыми у популяций из других водоемов демонстрирует общую закономерность географической изменчивости плодовитости вида в пределах ареала (рис. 6б). Длительность вегетационного сезона и, соответственно, различия в температурном режиме обуславливают выраженные различия репродуктивных показателей популяций судака. Рыбы водоемов, расположенных южнее Камского водохранилища (Сахаров, 1985; Весег, 1999; Коваленко, 2012), характеризуются более ранними сроками полового созревания и приходятся у самок на 1–3-годовалый возраст. Обратная ситуация наблюдается в водоемах северных широт (Рюкишев, 2010), где под влиянием пониженных температур окружающей среды скорость полового созревания и рост рыб замедляются. Различия в темпах полового созревания у рыб обнаруживаются и при сравнении популяций рыб, обитающих в водоемах, находящихся на одной широте (рис. 5). Так, в Рыбинском водохранилище половое созревание самок судака наступает в более ранние сроки, чем в Камском (Герасимов и др., 2013; Рыбы..., 2015). Выраженная разница темпов полового созревания рыб может быть обусловлена климатическими особенностями регионов, прежде всего разницей среднегодовых температур, что оказывает влияние на длительность вегетационного периода.⁵

Выраженные различия *АП* и *ОП* рыб в локациях 1 и 2, имеющих максимальные значения в 6–8-летнем возрасте, закономерно отражают влияние скорости полового созревания рыб на показатели плодовитости в пределах одного водного объекта. Наиболее быстрый темп

⁵ Погода и климат в Пермском крае // Погода и климат. URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/> (дата обращения 01.04.2024).

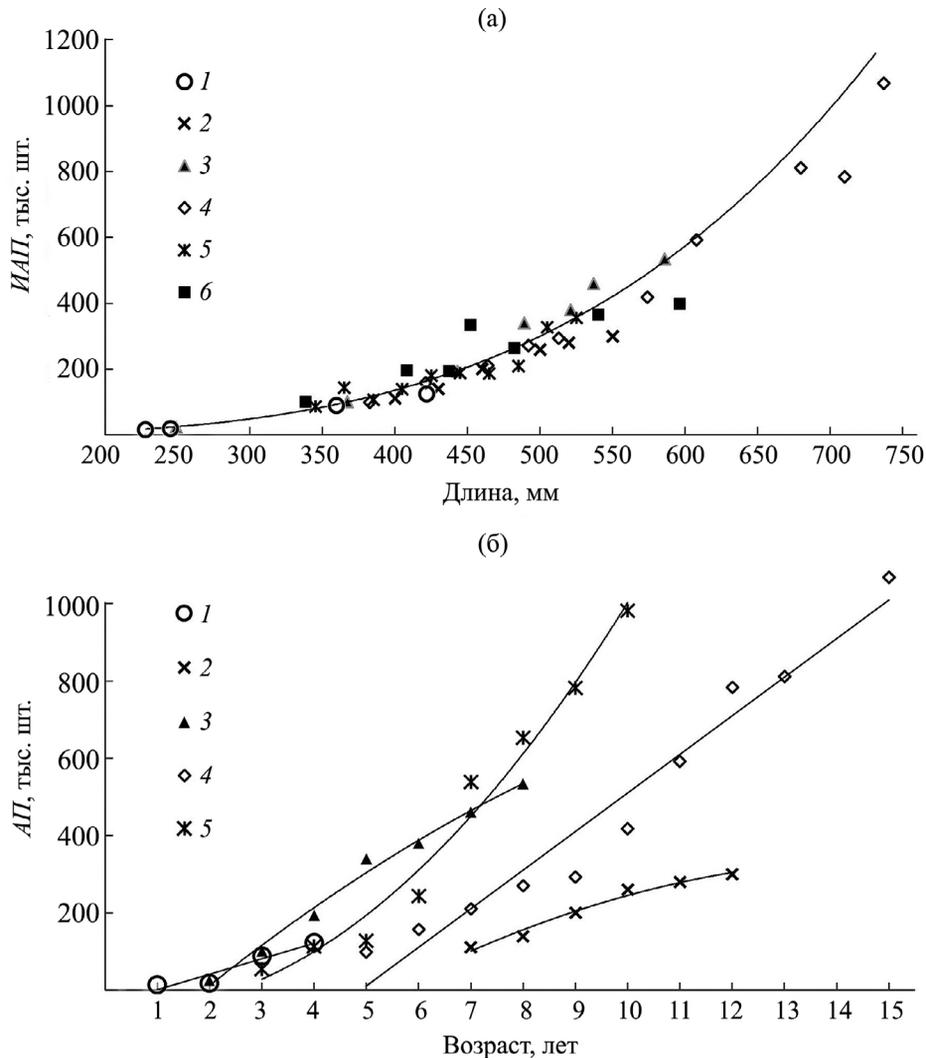


Рис. 6. Зависимость *АП* от длины тела (а) и возраста (б) для ряда популяций судака. Литературные источники: а: 1 – Весег, 1999; 2 – Рюкишев, 2010; 3 – Коваленко, 2012; 4 – данные авторов, 2018–2023 гг.; 5 – Зиновьев, Соловьева, 1975; 6 – Горбенко и др., 2019. б: 1 – Весег, 1999; 2 – Рюкишев, 2010; 3 – Коваленко, 2012; 4 – данные авторов, 2018–2023 гг.; 5 – Сахаров, 1985.

линейного роста рыб в нижней части Камского водохранилища (Казаринов и др., 2023) и более ранние сроки достижения половозрелости этих рыб способствуют более высокой продукции икры по сравнению с рыбами других локаций. Выявленная разница в продукции икры у рыб различных локаций проявляется до 9-годовалого возраста. Снижение разницы продукции икры связано, очевидно, с замедлением как соматического роста, так и генеративного, который характеризуется выраженным замедлением динамики *ГСИ* у рыб старшего возраста (рис. 3).

Минимальные показатели *АП* и *ОП* демонстрируют рыбы из локаций 3 и 5. Эти локации расположены в зоне выклинивания подпора Камского водохранилища. По-видимому, условия

повышенной проточности ухудшают условия нагула рыб этих локаций, что отражается на показателях плодовитости.

Интерес представляют материалы по судаку, собранные в 2019 г. в локацию 1, поскольку рыбы здесь характеризовались максимальными значениями *ГСИ*, *АП* и *ОП*. Возможно, это связано с температурными условиями года, предшествующего году сбора данных. Лето 2018 г. на территории Пермского края характеризовалось отрицательной температурной аномалией равной -0.2°C от среднемноголетних значений. При этом в летний период 2021 и 2022 гг. величина температурной аномалии достигала $+1.9^{\circ}\text{C}$ и $+1.5^{\circ}\text{C}$ соответственно (Климатические..., 2024). Вероятно, чрезмерный прогрев воды в 2021 и 2022 гг.

мог привести к снижению генеративного обмена относительно соматического по сравнению с условиями “холодного” 2018 г., что требует проведения дополнительных исследований.

Эффективность естественного воспроизводства. Изменчивость выживаемости икры и молоди зависит от различных факторов и может значительно варьировать. В Краснодарском водохранилище (Коваленко, 2012) эффективность нереста судака в период 2007–2009 гг., оцененная через $K_{не}$, была от 0.061 до 0.082%, достигая в отдельные годы 0.12% (Коваленко, 2015), у судака из Ладожского озера – 0.0008% (Широков, 1989). Полученные нами значения $K_{не}$ для судака Камского водохранилища (0.0007%–0.0011%) соответствуют таковым для судака из Ладожского озера и водоемов Северо-Запада Европейской части РФ.⁶

В Камском водохранилище максимальное значение $K_{не}$ (0.00114%) было зарегистрировано у рыб локации 5, находящейся в верхнем районе водохранилища, наименьшее (0.00070%) – у рыб локации 2 из центральной части водоема. Полученные величины $K_{не}$ судака могут отражать разницу в выживаемости потомства рыб на стадиях от икры до малька в различных районах водохранилища, что может быть обусловлено воздействием биотических и абиотических факторов. Предположительно, полученные различия связаны с особенностями участков Камского водохранилища, в пределах которых расположены нерестилища вида. Верхний район водохранилища (локация 5) характеризуется извилистостью русла и незначительной, по сравнению с центральной частью шириной. Места размножения рыб из локации 2 и 4 приурочены к центральной части водоема, представляющей зону озеровидного расширения с обширными площадями закоряженных мелководий и крупными, протяженными на десятки километров в боковых направлениях от главного русла заливами. Нижний район водохранилища (локация 1), как и верхний район, имеет повышенную извилистость, малую ширину и повышенные скорости проточного течения. Также для нижнего района характерны значительные (до 20 м) глубины и небольшое количество мелководных заливов. Повышенная извилистость русла и незначительная ширина снижают влияние ветровых воздействий на водоем в локациях 1 и 5. Это приводит к выраженной температурной стратификации и на мелководьях, и на более глубоководных участках, служащих местами нереста судака (Весер, 1999; Кузнецов, 2010; M’Hetli et al., 2011; Коваленко, 2012; Рыбы..., 2015; Самойлов, 2017; Шаповалов, 2018; Шакирова, 2022).

⁶ Приказ Минсельхоза России от 31.03.2020 г. № 167 “Об утверждении Методики исчисления размера вреда, причиненного водным биологическим ресурсам” (Зарегистрировано в Минюсте России 20.09.2020 г. № 59893).

Центральная часть водохранилища наиболее подвержена ветровым воздействиям. В условиях мелководий ветровые явления способствуют повышению циркуляции воды и увеличению суточных перепадов температур по всей толще воды (Корнева и др., 1999; Халиуллина, Яковлев, 2015). Соответственно изменение температурного режима на таких участках от оптимальных для развития икры судака температур, которые достигают 12–15°C, может негативно отразиться на развитии и выживаемости отложенных икринок (Королев, 1999).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнение темпов полового созревания локальных стад судака показало замедление темпов достижения половозрелости рыб от нижнего района к верхнему, что, по нашему мнению, свидетельствует о широтной изменчивости рассматриваемого показателя у популяции судака в пределах одного водоема. С возрастом у судака Камского водохранилища происходит замедление генеративного обмена веществ относительно соматического, это проявляется в возрастании *ОП* и *ГСИ* до длины 55–60 см и 11-летнего возраста. Наименьшие показатели *АП* и *ОП* демонстрируют рыбы из зон выклинивания подпора Камского водохранилища. По-видимому, при повышенной проточности условия нагула рыб ухудшаются. Наибольшие показатели *ГСИ*, *АП* и *ОП* характерны для судака нижней части Камского водохранилища, где более благоприятные условия для нагула вида. Расчет эффективности естественного воспроизводства судака показал, что наибольшая выживаемость рыб от икры до особей промыслового размера характерна для верхнего района водохранилища, наименьшая – для центральной части водохранилища с максимальной шириной, наличием крупных заливов и преобладанием мелководий.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась в рамках государственного задания (часть 2 раздел 6) Всероссийского института рыбного хозяйства и океанографии № 076-00004-23-00 “Осуществление государственного мониторинга водных биологических ресурсов”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабий А.А., Гайда Р.В., Глишко О.Я. и др. 2008. Биоресурсы Онежского озера. Петрозаводск: Изд-во Карельск. науч. центра РАН.
- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.: Изд-во АН СССР. Ч. 3.

- Бойко Е.Г., Козлитина С.В., Кукарина Л.В. 1978. Плодовитость как показатель условий обитания Азовского судака // Тр. Всесоюз. НИИ мор. рыб. хозяйства и океаногр. (ВНИРО). Т. 131. С. 83.
- Герасимов Ю.В., Стрельников А.С., Иванова М.Н. 2013. Динамика структурных показателей популяции судака *Stizostedion lucioperca* (Percidae) Рыбинского водохранилища за период 1954–2010 гг. // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 1. С. 57.
<https://doi.org/10.7868/S0042875213010050>
- Горбенко Е.В., Дахно Л.Г., Павлюк А.А., Сергеева С.Г. 2019. Состояние производителей судака и тарани и обеспеченность ими нерестово-выростных хозяйств пойменного типа Краснодарского края // Тр. АзНИИРХ. Т. 2. С. 201.
- Жуков П.И. 1967. Рыбы Белорусии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Киев.
- Зиновьев Е.А., Соловьева Н.С. 1975. О формировании стада и биологии судака Камского водохранилища // Биологические ресурсы Камских водохранилищ. Вып. 1. Пермь: Изд-во Пермск. ун-та. С. 27.
- Зыков Л.А., Иванов В.П. 2008. Эколого-географическая изменчивость роста судака *Lucioperca lucioperca* (L.) в границах ареала // Вестн. АГТУ. № 3(44). С. 26.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. 2014. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Изд-во Петрозаводск. гос. ун-та.
- Ислам А. 2004. Экологическая характеристика судака и берша в верхней части Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань.
- Казаринов С.Н., Комарова Л.В., Поносов С.В. и др. 2023. Промыслово-биологическая характеристика судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) Камского водохранилища (Пермский край) // Журн. Сиб. фед. ун-та. Серия: Биология. Т. 16. № 3. С. 363.
- Климатические особенности в Пермском крае // Опасные природные явления Пермского края. 2024. URL: <http://accident.perm.ru/> (дата обращения 10.03.2024).
- Коваленко Е.О., Пашинова Н.Г., Москул Г.А., Скляров В.Я. 2012. Половое созревание, плодовитость и эффективность естественного воспроизводства судака (*Sander lucioperca*, Linnaeus, 1758) Краснодарского водохранилища // Рыбн. хоз-во. № 1. С. 63.
- Коваленко Е.О. 2015. Морфобиологическая характеристика судака (*Sander lucioperca* L.) и его роль в экосистеме Краснодарского водохранилища: Дис. канд. биол. наук: 03.02.06. Краснодар.
- Корнева Л.Г., Минеева Н.М., Елизарова В.А. и др. 1999. Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти: Изд-во Самар. науч. центра РАН.
- Королев А.Е. 1999. Научные тетради “Биологические особенности судака (*Stizostedion lucioperca* (L.)) на ранних этапах онтогенеза”. СПб.: ГосНИОРХ. Вып. 7. С. 35.
- Кравцов М.В., Таразанов В.И. 1999. Биологическая характеристика судака *Stizostedion lucioperca* из оз. Ханка // Тез. докл. конф. молодых ученых “Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов”. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр. С. 55.
- Кудерский Л.А. 1984. Биология судака Онежского озера // Сб. науч. трудов. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. Вып. 216. С. 11.
- Кузнецов В.А. 2010. Эффективность размножения, размерно-возрастная структура и рост судака *Stizostedion lucioperca* в Волжском плесе Куйбышевского водохранилища за время его существования // Вопр. рыболовства. Т. 11. № 1(41). С. 89.
- Мельникова А.Г., Костицын В.Г., Коняев В.П. и др. 2007. Современное состояние ихтиофауны Камского и Воткинского водохранилищ и особенности ее промысловой эксплуатации // Современное состояние, проблемы охраны и рациональное использование биоресурсов пресноводных водоемов. СПб.: Сб. науч. тр. Пермск. отд. ГосНИОРХ. Т. IV. С. 3.
- Мельникова Е.Б., Кузьминова Н.С. 2020. Влияние температурного фактора на межгодовую динамику гонадосоматического индекса у средиземноморской ставриды (*Trachurus mediterraneus*) в прибрежных водах Крыма // Уч. зап. Крым. федер. ун-та им. В.И. Вернадского. Т. 6(72). № 1. С. 97.
- Никольский Г.В. 1971. Частная ихтиология. М.: Высш. шк.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: Пищ. пром-сть.
- Павлов С.Д., Габаев Д.Д. 2012. Куршский судак на краю свет // Рыбн. хоз-во. № 2. С. 85.
- Перминов Г.Г. 1975. Плодовитость судака Верхне-Уральского водохранилища // Рыбохозяйственное изучение водоемов. № 15. С. 60.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть.
- Пушкин Ю.А. 1988. Обзор исследований по плодовитости рыб бассейна реки Камы // Сб. науч. тр. “Проблемы и перспективы рыболовства и рыболовства в Пермской области”. Вып. 281. С. 18.
- Решетников Ю.С., Акимова Н.В., Попова О.А. 2000. Аномалии в системе воспроизводства рыб при антропогенном воздействии // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 2. № 2. С. 274.
- Рикер У.Е. 1979. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть. (Ricker W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. W.E. Ricker. Ottawa).
- Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. 2015. Ярославль: Изд-во Фелигрань.

- Рюкишев А.А. 2010. Сравнительная экологическая характеристика судака *Sander lucioperca* (L.) в естественном ареале и водоемах вселения (на примере Карелии): Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.06. Петрозаводск.
- Самойлов К.Ю. 2017. Структура популяции и фенетическое разнообразие судака *Sander lucioperca* (L.) Волго-Ахтубинской системы Нижней Волги: Дис. ... канд. биол. наук: 03.02.06. Москва.
- Сахаров В.А. 1985. Плодовитость судака *Stizostedion lucioperca* (L.) озера Ильмень // Сб. науч. тр. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. Вып. 237. С. 91.
- Семенченко Н.Н., Подорожнюк Е.В. 2014. Обыкновенный судак *Sander lucioperca* (L.) р. Амур: результаты акклиматизации // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 6. С. 611.
- Халиуллина Л.Ю., Яковлев В.А. 2015. Фитопланктон мелководий в верховьях Куйбышевского водохранилища. Казань: Изд-во АН Республики Татарстан.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР.
- Шакирова Ф.М., Анохина О.К., Смирнов А.А., Валиева Г.Д. 2022. Современная промыслово-биологическая характеристика судака *Sander lucioperca* Куйбышевского водохранилища // Вопр. рыболовства. Т. 23. № 3. С. 91.
<https://doi.org/10.36038/0234-2774-2022-23-3-91-101>
- Шановалов М.Е. 2018. Результаты интродукции судака *Sander lucioperca* в озере Ханка // Изв. ТИНРО. Т. 192. С. 47.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2017-192-47-63>
- Шибяев С.В. 2018. Формализация методики оценки промыслового возврата при искусственном воспроизводстве водных биоресурсов // Вопр. рыболовства. Т. 19. № 2. С. 247.
- Широков Л.В. 1989. Опыт составления банка ихтиологических данных на примере Ладожского озера // Сб. науч. тр. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. Вып. 290. С. 114.
- Álvarez-Noriega M., White C.R., Kozłowski J. et al. 2023. Life history optimisation drives latitudinal gradients and responses to global change in marine fishes // PLoS Biol. V. 21. № 5. P. 19.
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3002114>
- Becer Z. 1999. Reproductive characteristics of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L., 1758)) in Egirdir Lake // Turkish J. of Zool. P. 919.
- Bouamra A., Belaifa B., Chaoui L. et al. 2017. Age and growth of pike perch *Sander lucioperca* (Percidae) in the Ghrib reservoir (Northwest Algeria) // Revue d'Ecologie. V. 72. № 1. P. 83.
<https://doi.org/10.3406/rev.2017.1874>
- Dekkhonova D.R. 2023. The ecological characteristics of pike perch (*Sander lucioperca*) in the East Arnasay water basin // Science and innovation. V. 2. № 1. P. 134.
<https://doi.org/10.5281/zenodo.757952>
- Im J., Kong D., Ghil S. 2016. Effects of water temperature on gonad development in the cold-water fish, Kumgang fat minnow *Rhynchocypris kumgangensis* // Cytologia. V. 81. № 3. P. 311.
<https://doi.org/10.1508/cytologia.81.311>
- Lappalainen J., Dorner H., Wysujack K. 2003. Reproduction biology of pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) – a review // Ecol. Freshwater Fish. V. 12. № 2. P. 95.
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2003.00005.x>
- M'Hetli M., Ben Khemis I., Hamza N. et al. 2011. Allometric growth and reproductive biology traits of pikeperch *Sander lucioperca* at the southern edge of its range // J. Fish Biol. V. 78. № 2. P. 567.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02878.x>
- Ozyurt C.E., Kiyaga V.B., Mavruk S., Akamka E. 2011. Spawning, maturity length and size selectivity for pikeperch (*Sander lucioperca*) in Seyhan Dam Lake // J. Animal and Veterinary Advances. V. 10. № 4. P. 545.
<https://doi.org/10.3923/javaa.2011.545.551>
- Ozyurt E.C., Mavruk E., Kiyaga V.B. 2012. Effects of predator size and gonad maturation on food preference and feeding intensity of *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) // Turkish J. Fish and Aquat. Sci. V. 12. № 2. P. 315.
https://doi.org/10.4194/1303-2712-v12_2_17
- Pope J.G. 1972. An investigation of the accuracy of virtual population analysis // Int. Comm. for the Northwest Atl. Fish. Res. Bull. V. 9. P. 65.
- Svärdson G., Molin G. 1973. The impact of climate on Scandinavian populations of the sander, *Stizostedion lucioperca* (L.) // Rep. of the Inst. of Freshwater Res. Drottningholm. V. 53. P. 112.
- Trip L., Clements E.D., Raubenheimer K.D., Choat J.H. 2014. Temperature-related variation in growth rate, size, maturation and life span in a marine herbivorous fish over a latitudinal gradient // J. Anim. Ecol. V. 83. № 4. P. 866.
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.12183>

**Reproductive Biology and Efficiency of Natural Reproduction
of Pikeperch *Sander lucioperca* in the Northeastern Part
of their Distribution Range at the Kama Reservoir (Perm Krai, Russia)**

**S. N. Kazarinov^{1, *}, I. N. Merzlyakov¹, L. V. Merzlyakova^{1, 2}, S. V. Ponosov¹,
A. A. Karalash¹, P. B. Mikheev^{2, 3}**

¹Perm branch of the Federal State Budget Scientific Institution "Russian Federal Research Institute of Fisheries and oceanography", Perm, Russia

²Perm State University, Perm, Russia

³Khabarovsk branch of the Federal State Budget Scientific Institution "Russian Federal Research Institute of Fisheries and oceanography", Khabarovsk, Russia

*e-mail: kazarinov@perm.vniro.ru

Pikeperch *Sander lucioperca* is a valuable fish species whose reproductive biology and efficiency of natural reproduction, as well as the factors determining them, are poorly studied. Based on the materials collected in 2018–2023, the results of the study of sexual maturation, gonadosomatic index (GSI), absolute (AF) and relative fecundity (RF) of pikeperch from five areas of the Kama reservoir, located on the northeastern border of the natural range of the species, are presented. Population fecundity of pikeperch and efficiency of species natural reproduction based on egg to adult survival coefficients were estimated. Latitudinal variability of pikeperch sexual maturity rates within the reservoir was revealed. A decrease in generative metabolism relative to somatic metabolism was found with the age of fish after they reached the length of 55–60 cm and 11+ age, which is manifested by stabilization of the values of RF and GSI in larger and older fish. The maximum values of GSI, AF and RF were observed for pikeperch in the lower part of the Kama reservoir, which may be related to more favorable feeding conditions for the species. The lowest values of AF and RF were characteristic for the headwaters of the Kama reservoir with highest water flow. At the same time, pikeperch in the upper part of the reservoir were characterized by the highest survival rate from eggs to adult individuals. The lowest efficiency of natural reproduction was found in the central part of the reservoir, characterized by maximum width, presence of large bays and predominant distribution of shallow water habitats.

Keywords: pikeperch, *Sander lucioperca*, maturation, sex ratio, fecundity, GSI, natural reproduction, egg to adult survival